

UNIVERSITÄT HOHENHEIM

LANDESANSTALT FÜR BIENENKUNDE
Dr. Peter Rosenkranz



Telefon (0711) 459 - 2659

Fax (0711) 459 - 2233

Email: bienero@uni-hohenheim.de

Internet uni-hohenheim.de/bienenkunde

WS 2005/ 2006

Nutztierethologie: Honigbienen

1. Stellung der Honigbienen im Tierreich

Die Honigbienen gehören zur Klasse der Insekten. Man kennt, vor allem in den Tropen, mehrere Millionen Insektenarten. Innerhalb der Insekten stellt man die Honigbienen zu den Hautflüglern (*Hymenoptera*). Zusammen mit einer Vielzahl von Wildbienen (allein in Deutschland über 500 Arten; hierzu gehören z.B. auch die Hummeln) bilden sie die Bienenartigen (*Apoidea*). Zu den eigentlichen Honigbienen (Gattung *Apis*) gehören nach derzeitigem Stand 9 Arten, von denen acht in Asien leben (z.B. die Riesenhonigbiene *Apis dorsata*, die Zwerghonigbiene *Apis florea* oder die östliche Honigbiene *Apis cerana*). Bei "unserer" Honigbiene *Apis mellifera*, die inzwischen durch die Imkerei weltweit verbreitet ist, kennen wir wiederum verschiedene Rassen (z.B. Kärntner-Biene oder *carnica*, Italiener-Biene oder *ligustica*, Dunkle Biene oder *mellifera*) und innerhalb der Rassen verschiedene Zuchtlinien (z.B. Peschetz, Troiseck usw.). In Deutschland wird seit Mitte des Jahrhunderts überwiegend die Carnica-Biene (*Apis mellifera carnica*) imkerlich gehalten.

2. Wichtige anatomische Besonderheiten der Honigbienen

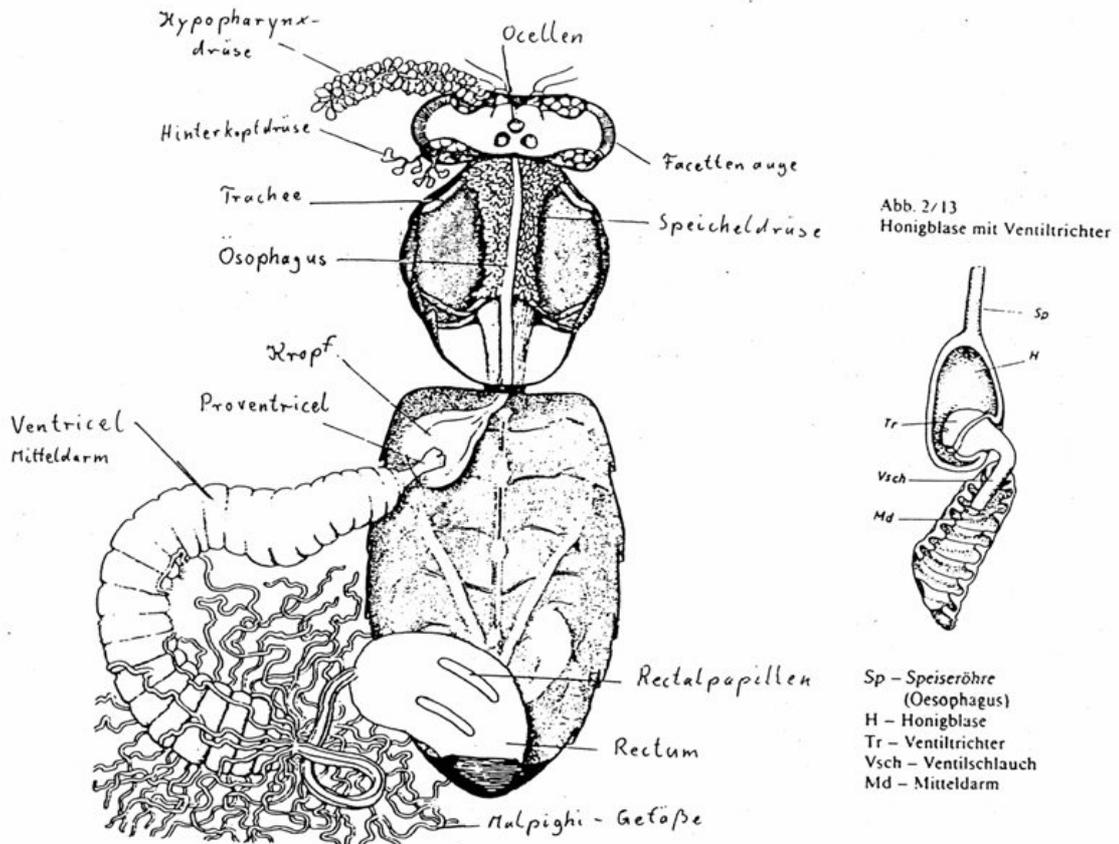
2.1. Allgemeiner Insektenbauplan

Die Honigbiene weist wie alle Insekten einige typische Baueigentümlichkeiten auf:

- Sie besitzt ein Außenskelett aus Chitin.
- Der Körper ist dreigeteilt in Kopf, Brust (Thorax) und Hinterleib (Abdomen).
- Sie haben gegliederte Mundwerkzeuge und Beine.
- Die Nervenstränge verlaufen an der Unterseite (Bauchmark), der Herzschlauch liegt am Rücken.
- Honigbienen haben ein offenes Blutkreislaufsystem (ohne Blutadern). Das Bienenblut (Hämolymphe) wird also vom Herzschlauch nach oben vorne gepumpt und fließt dann unten wieder in den Hinterleib zurück.

2.2. Spezielle Honigbienenmerkmale (gilt teilweise auch für andere Bienenarten)

- Spezialisierte Mundwerkzeuge (Rüssel, Mandibeln) für Nektaraufnahme, Pollen- und Wachsverarbeitung, Verteidigung
- Pollensammelapparat am Hinterbein
- Großer Honigmagen mit Ventiltrichter zum Transport und Filtern von Nektar
- Große Kotblase
- 4 Paar Wachsdrüsen am Hinterleib
- Stachelapparat (Arbeiterin und Königin)
- Leistungsfähige Sinnesorgane (Kommunikation im Sozialverbund)
- Ergonomischer Flugapparat



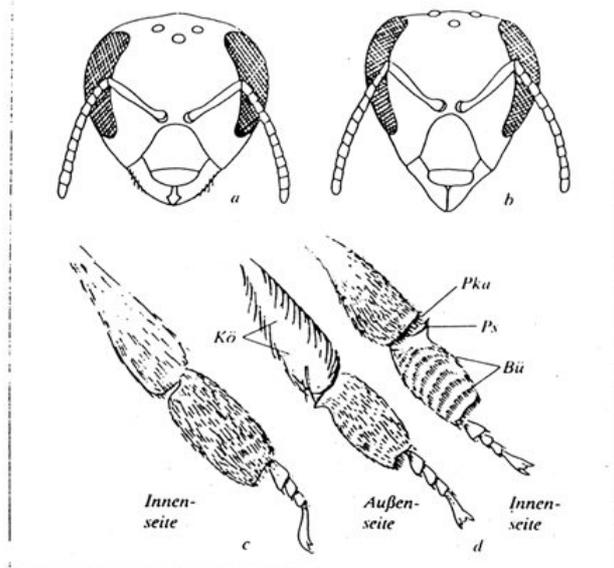
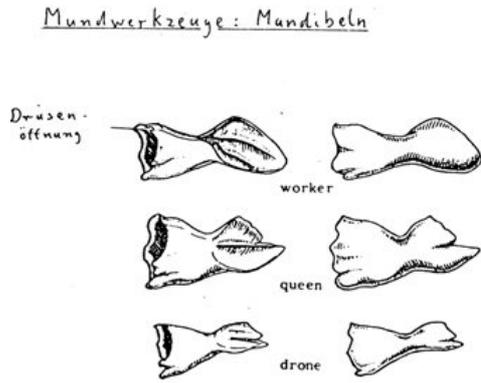
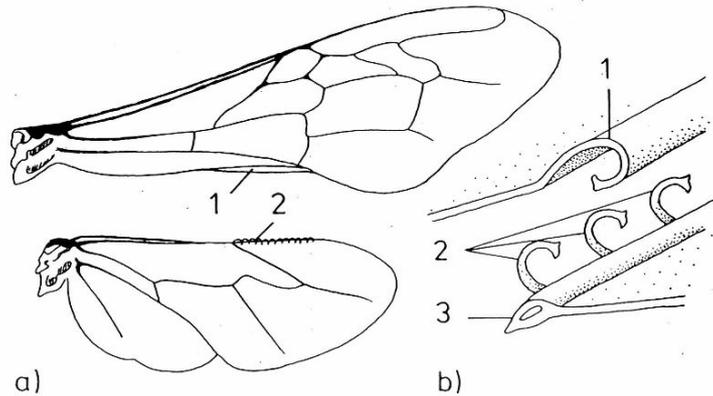


Abb. 3: Der Kopf der Königin (a) ist im Vergleich zur dreieckigen Kopfform der Arbeiterin (b) mehr rundlich. Das königliche Hinterbein (c) entbehrt der Pollensammelvorrichtung, welche bei der Arbeiterin (d) aus Bürste (Bü) an der Innenseite der Ferse, Pollenschieber (Ps) am oberen Ende der Ferse, Pollenkamm (Pka) am unteren Ende der Schiene und Körbchen (Kö) an der Schienenaußenseite gebildet wird.

Abb. 24a, b: Die häutigen Flügel der Biene (oben Vorder-, unten Hinterflügel) sind mit einem Adernetz verstärkt und besitzen eine Vorrichtung zur gegenseitigen Verhängung, b) Schnitt durch die Verbindungsstelle. 1 Haftfalte, 2 Häkchenreihe, 3 angeschnittene Flügelader.

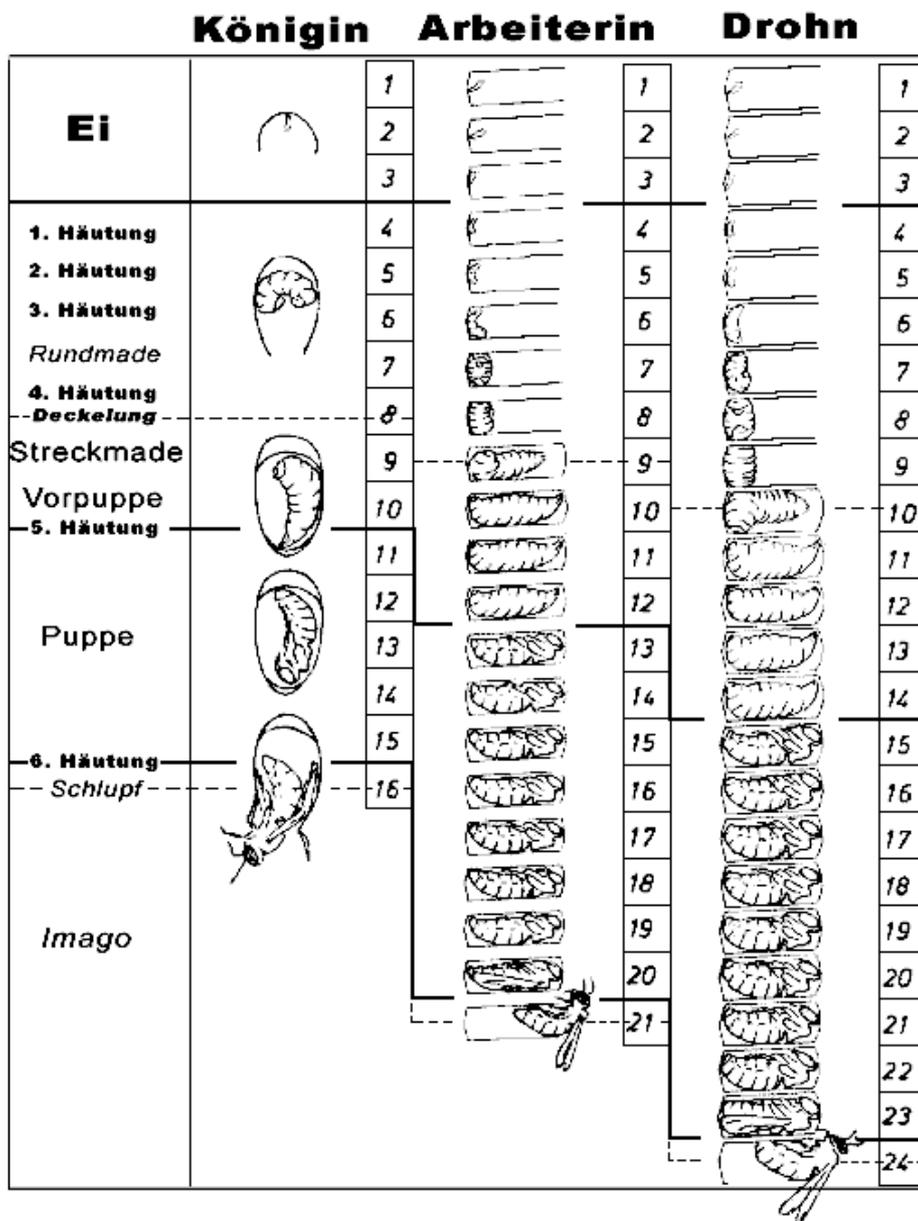


3. Entwicklung der Honigbienen

Aus den von der Königin abgelegten Eiern entwickeln sich im Verlauf von 3 Tagen kleine Maden, die aus der Eihaut schlüpfen und zunächst mit dem Sekret der Futtersaftdrüsen der Arbeiterinnen gefüttert werden. Ab dem 3. Tag nach dem Schlupf erhält nur die zukünftige Königin weiterhin reines Drüsensekret (**Gelée royale**). Bei den zukünftigen Arbeiterinnen und Drohnen wird dem Futter Honig und Pollen beigemischt. Diese unterschiedliche Nahrungsqualität führt neben der Nahrungsmenge dazu, daß bei den Larven das "Entwicklungsprogramm" ab dem 3. Larventag entweder in Richtung Arbeiterin oder in Richtung Königin "umgeschaltet" wird (s. unten). Die Larven häuten sich vier mal und nehmen dabei drastisch an Größe und Gewicht zu. Im letzten Larvenstadium (5. Stadium, L5) wird die

Brutzelle verdeckelt. Die Larve fängt kurz nach der Verdeckelung an, sich in einen Kokon einzuspinnen. Dabei vollführt sie kreisende Bewegungen in der Brutzelle und streckt sich schließlich zur Streckmade. Etwa 4 Tage nach der Verdeckelung verpuppen sich die Larven. Dabei werden die Larvenorgane eingeschmolzen und während der Puppenruhe die Organe der adulten Biene aufgebaut (**Metamorphose**). Honigbienen durchlaufen also eine vollkommene (**holometabole**) Entwicklung. Bei der zunächst weißen Puppe werden zuerst die Augen, dann auch von vorne nach hinten der Körper dunkel gefärbt. Die erwachsene Biene nagt schließlich den Zelldeckel auf und schlüpft.

Kontrolliert wird der gesamte Ablauf der Entwicklung durch das komplexe Zusammenspiel verschiedener Hormone.



3. Ethologie

3.1. Der Bienenstaat als „Superorganismus“

Bei verhaltensphysiologischen Untersuchungen von Honigbienen muss man berücksichtigen, dass es weder bei den weiblichen Kasten (Königin, Arbeiterinnen) noch bei den Drohnen eine solitäre Lebensphase gibt. Alle Verhaltensmerkmale der Einzelbienen müssen also in Verbindung mit der eusozialen (= höchste Stufe der sozialen Organisation) Lebensweise des Bienenvolkes beurteilt werden. Für das Bienenvolk wurde daher der Begriff „Superorganismus“ eingeführt, in dem die Einzelbienen entsprechend den spezialisierten Zellen eines Organismus funktionieren. Das Bienenvolk (in alten Imkerlehrbüchern auch als „der Bien“ bezeichnet) ist damit auch die Ebene, auf der die Selektion ansetzt.

3.2. Organisation des Bienenstaates

In einem Bienenvolk leben meist zwischen 5.000 und 40.000 Individuen zusammen. Es sind in der Mehrzahl Arbeiterinnen, einige hundert Drohnen und eine Königin. Für die Aufrechterhaltung der Harmonie und der Hierarchie ist die dauernde Anwesenheit des Königinnenpheromons unverzichtbar. Der Königin wird als dominantes "Oberhaupt" das alleinige "Recht" zur Fortpflanzung zugestanden. Diese Dominanz wird durch die ständige Abgabe von Pheromonen aufrechterhalten. Vor allem der Hauptkomponente des Königinnenpheromons, die 9-Oxo-decensäure, kommt dabei eine entscheidende Rolle zu. Diese Substanz wird laufend von den Mandibeldrüsen der Königin abgegeben, von den Arbeiterinnen beim Füttern und Putzen der Königin aufgenommen und dann im Stock verteilt. Dieses Pheromon unterdrückt bei den Arbeiterinnen die Entwicklung der Geschlechtsorgane („primer effect“) und führt dazu, dass sich die Bienen „weiselrichtig“ fühlen (Weisel = alter Begriff für Königin). Dies ist eine Voraussetzung für die harmonische und effektive Umsetzung der sozialen Tätigkeiten.



3.3 Verhaltensweisen der Bienen

Grundsätzlich können zwei Verhaltenskomplexe unterschieden werden: Tätigkeiten im **Innenbereich** des Bienenstockes (Putzen, Bauen, Brutpflege, Honigverarbeitung) und Tätigkeiten im **Außenbereich** (Sammeln, Wächterdienst). Im Folgenden sind die wichtigsten Tätigkeiten in der Reihenfolge des „altersabhängigen Arbeitskalenders“ (siehe Punkt 2) aufgeführt.

3.3.1 Putzen (Hygieneverhalten)

Zellenputzen ist meist die erste Tätigkeit der frisch geschlüpften Jungbiene. Hierbei werden Zellen für die Eiablage bzw. das Einlagern von Honig vorbereitet.

Dem Putzverhalten zugeordnet wird häufig auch das so genannte "**Hygieneverhalten**", bei dem vor allem erkrankte Larven oder Puppen erkannt und ausgefressen bzw. ausgeräumt werden. Dieses Verhalten, das im Allgemeinen von Ammenbienen ausgeführt wird, stellt einen wichtigen Abwehrmechanismus gegen die Ausbreitung von Brutkrankheiten (Viren, Bakterien, Einzeller, Milben) dar.

Praktische Bedeutung: Krankheitsabwehr

Hilfsmaßnahmen durch den Imker: Ausreichende Stärke des Bienenvolkes, Trachtangebot, Füttern, evtl. Königin auswechseln (Zucht)

3.3.2 Bauen

Der Wabenbau wird meist von Bienen in den ersten beiden Lebenswochen ausgeführt. In diesem Lebensabschnitt sind die 4 Paar Wachsdrüsen an der Unterseite des Hinterleibes voll entwickelt.

Praktische Bedeutung: Wachsgewinnung, rasche Bauerneuerung.

Hilfsmaßnahmen durch den Imker: Trachtangebot, Futter, zu „richtigen“ Zeitpunkten bauen lassen (Schwarmzeit, Rapstracht).

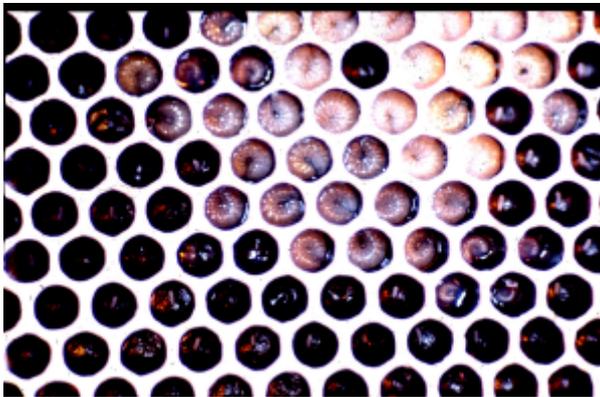


Brutpflege

Bei jungen Bienen sind die Hypopharynxdrüsen ("Futtersaftdrüsen") besonders stark entwickelt. Die Larven müssen entsprechend dem Alter, Geschlecht und ihrem Nahrungszustand mit Futtersaft bzw. einem Gemisch von Nektar und Pollen gefüttert werden. Die "Ammenbienen" erkennen die unterschiedlichen Brutstadien vermutlich an spezifischen Duftstoffmustern. Flugbienen haben meist kleinere Hypopharynxdrüsen, doch können diese bei Bedarf wieder aktiviert werden und somit Flugbienen wieder zu physiologischen Ammenbienen werden.

Praktische Bedeutung: Wachstum des Bienenvolkes, Aufzucht gesunder Bienen, rascher Bienenumsatz → Kurzlebigkeit der Bienen → geringere Krankheitsanfälligkeit

Hilfsmaßnahmen durch den Imker: Futtersversorgung, Verfügbarkeit von Raum und leeren Brutzellen.



Thermoregulation

Diese ist im Wesentlichen ein Teil der Brutpflege, da die Grenzen für die normale Entwicklung der Brut zwischen ca. 32°C (min.) und ca. 37°C (max.) liegen. Daher ist eine effektive Regulation des Stockklimas notwendig. Ausgelöst wird das Wärmen der Brut offensichtlich durch bestimmte Glycerin-Fettsäure-Verbindungen auf der Larven- bzw. Puppen-Kutikula. Über Thermosensoren messen die Bienen die Temperatur und halten v.a. im Brutnest eine Temperatur von ca. 35°C aufrecht. Gewärmt wird dabei durch Muskelbewegungen (entsprechend dem "Kältezittern") und dichtes Zusammenrücken der Bienen. Im Extremfall führt letzteres zur Bildung einer „Winterkugel“ während der Überwinterung. Dadurch wird die innere Schicht an Bienen (und Brut) isoliert und durch die kleine Oberfläche der Wintertraube im Vergleich zur Oberfläche aller Einzelbienen der Wärmeverlust minimiert.

Zum Kühlen an heißen Tagen wird zunächst die Verdunstung (Wasser oder Nektar) durch Wassereintrag, Ausbreiten von Flüssigkeiten auf der Zunge und Fächeln erhöht. Bei großer Hitze zieht ein Teil der Bienen aus dem Stock aus (im Sommer ist also Wasser wichtig!). Dadurch kann ein Honigbienenvolk für begrenzte Zeit Außentemperaturen von -80°C und +70°C widerstehen!

Praktische Bedeutung: Überwinterung, Regulation bei Kälterückschlägen

Hilfsmaßnahmen durch den Imker: Ausreichend Futter (Energie), Standort und Bienenkasten, ausreichende Stärke des Bienenvolkes.

Honigverarbeitung

Der eingetragene Nektar wird in Zellen gelagert, eingedickt (Wasserentzug durch Vergrößerung der Oberfläche des Nektars) und mit körpereigenen Enzymen und Säuren versetzt. Diese werden in den Hypopharynx- Speichel- und Mandibeldrüsen gebildet. Häufig findet hierbei sozialer Futteraustausch ("Trophallaxis") statt.

Praktische Bedeutung: Honigqualität (Vermeidung von Fermentation)

Hilfsmaßnahmen durch den Imker: Ausreichende Stärke des Bienenvolkes, Wabenmaterial, evtl. Standortverlagerung bei extremen Massentrachten (z.B. Raps), v.a. bei Frühjahrhonigen bisher ungelöstes Problem!

Sammeln

Dies stellt die wichtigste Außentätigkeit dar, da ein Honigbienenvolk als ganzjähriger Sozialstaat auf das Anlegen von Vorräten während der Vegetationsperiode angewiesen ist. Daher hat sich in diesem Bereich ein hoch effizientes Kommunikationssystem entwickelt (siehe Punkt 4.2. Kommunikation). Ein besonderer Aspekt ist die „Blütenstetigkeit“ der Bienen.

Praktische Bedeutung: Honigertrag, wichtigste Einnahmequelle der Imkerei, Bestäubung, Sortenhonige.

Hilfsmaßnahmen durch den Imker: Die Sammelleistung des gesamten Bienenvolkes wird durch mehrere Verhaltenseigenschaften beeinflusst: Leistung der Einzelbiene, Eilege- und Aufzuchttrate, Stärke des Bienenvolkes (viele Bienen = viel Honig), Lebensdauer der Einzelbiene, Kommunikation- und Regulation im Bienenstock.

Zucht, starke Bienenvölker, Wanderungen der Bienenvölker in die Tracht.



Verteidigung

Eine Störung am Stock führt zunächst zum Angriff von Wächterbienen. Bei länger anhaltender Störung oder bei Kämpfen werden andere Bienen durch die Abgabe von Alarmpheromonen "alarmiert". Dieser Effekt kann sich dann über immer neue Alarmierung weiter verstärken. Die

Abgabe von Alarmpheromonen sowie die Reaktion darauf ist rassenspezifisch (z.B. afrikanisierte Bienen) und hängt von äußeren Bedingungen ab (Tracht, Vorhandensein von Brut, Außentemperatur).

Praktische Bedeutung: Alle Arbeiten am Bienenvolk werden durch sanftmütige Bienen erleichtert. Aggressive Bienenvölker verursachen rasch Nachbarschaftsprobleme.

Hilfsmaßnahmen durch den Imker: Zucht, Zukauf sanftmütiger Königinnen, Ruhige und angemessene Bearbeitung der Völker, keine Völkermassierung.



Schwärmen

Das Schwärmen stellt die eigentliche Reproduktion des „Superorganismus“ Bienenvolk dar. In den gemäßigten Zonen schwärmen die Bienen meist im Frühjahr zur Zeit des stärksten Populationswachstums. In den Tropen ist die Schwarmzeit weniger stark eingegrenzt. Die Altkönigin verläßt mit ca. der Hälfte der Bienen den alten Stock. Spurbienen suchen dann nach neuen Nistmöglichkeiten. Der zurückbleibende Volksteil zieht sich neue Königinnen nach, von denen sich eine durchsetzt und auf ein bis zwei Hochzeitsflügen von 15-20 Drohnen begattet wird.

Die auslösenden Faktoren für das Schwärmen sind noch nicht eindeutig geklärt. Ein starkes Populationswachstum verbunden mit „Platznot“ im Bienenstock (keine leeren Zellen für Eiablage und Futterablagerung, „Futtersaftstau“) fördert sicher die Schwarmneigung. Auch scheinen junge Königinnen etwas weniger zum Schwärmen zu neigen als zwei- oder dreijährige Königinnen. Kontrovers diskutiert wird nach wie vor, in welchem Umfang dieses Verhalten züchterisch bearbeitet werden kann.

Eine Sonderform des Schwärmens ist das sogenannte „absconding“ v.a. bei tropische Bienen. Dabei wird bei vor allem bei länger anhaltendem Trachtmangel das alte Nest vom gesamten Volk (ohne Brut) verlassen und ein Nistplatz in einer Umgebung mit besseren Trachtbedingungen gesucht.

Praktische Bedeutung: Verlust des größten Teils des Honigertrages, Verlust von ca. 50% des Bienenvolkes, Zusätzlicher Arbeitsaufwand.

Hilfsmaßnahmen durch den Imker: Schwarmverhinderung (Wöchentliches Entfernen der Schwarmzellen), Schwarmvorbeugende Maßnahmen (rechtzeitig erweitern, junge Königinnen, rechtzeitige maßvolle Entnahme von Brutwaben (Regulation der Bienenzahl), Drohnenbrutausschneiden.



Paarung

Die Paarung der Jungkönigin (nur eine pro Bienenvolk) findet etwa zwischen dem 5. und 10. Lebenstag auf zwei bis drei Hochzeitsflügen statt. Dabei werden meist „Drohnensammelplätze“ aufgesucht, auf denen die Königin von mehreren (12 – 20) Drohnen im Flug begattet wird. Die Drohnen orientieren sich dabei zunächst optisch und dann chemotaktisch („Königinnenpheromon“). finden sich Begattungen im Volk bzw. im Labor sind bisher nicht möglich, künstliche Besamung wird dagegen praktiziert.

Praktische Bedeutung: Zucht, Königinnenproduktion

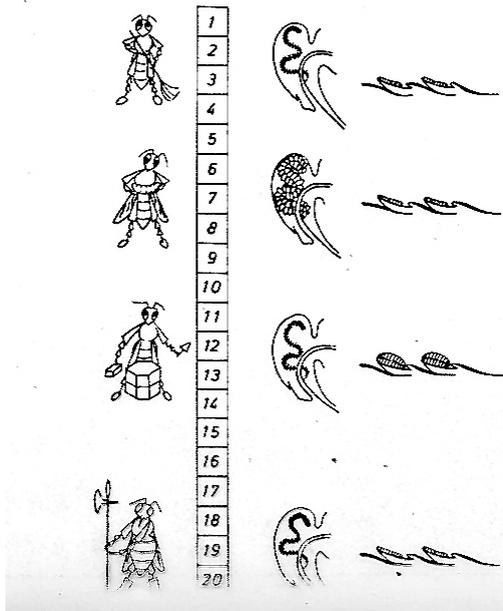
Hilfsmaßnahmen durch den Imker: Gezieltes Erstellen von Zucht- und Pflegevölkern.



4. Regulation im sozialen Verband

4.1 Altersabhängige Arbeitsteilung im Bienenvolk

Für viele der im Bienenvolk durchgeführten Tätigkeiten und Verhaltensweisen gibt es einen altersabhängigen "Arbeitskalender". Dies ist mit der Anpassung physiologischer Funktionen (z.B. Entwicklung von Hypopharynx- und Wachsdrüsen) verbunden. Dies kommt insbesondere beim Wechsel von Stock- zu Flugbiene zum Ausdruck. Allerdings ist dieses System höchst flexibel und wird entsprechend den aktuellen Bedürfnissen des Bienenvolkes angepasst. So übernehmen bei einem plötzlichen Mangel an Ammenbienen auch ältere Flugbienen wieder Brutpflegearbeiten. Bei erhöhten Nektar/ Pollen-Bedarf werden wiederum Jungbienen früher zu Sammelbienen, z.T. bereits im Alter von 5 Tagen (sonst ca. 2 Wochen). Dies führt zu einer enormen Plastizität des Verhaltens im Sozialverband. Außerdem gibt es sogenannte "Spezialisten" (Wassersammler, Wächterbienen, Putzbienen) die teilweise längerfristig bestimmte Arbeiten verrichten.



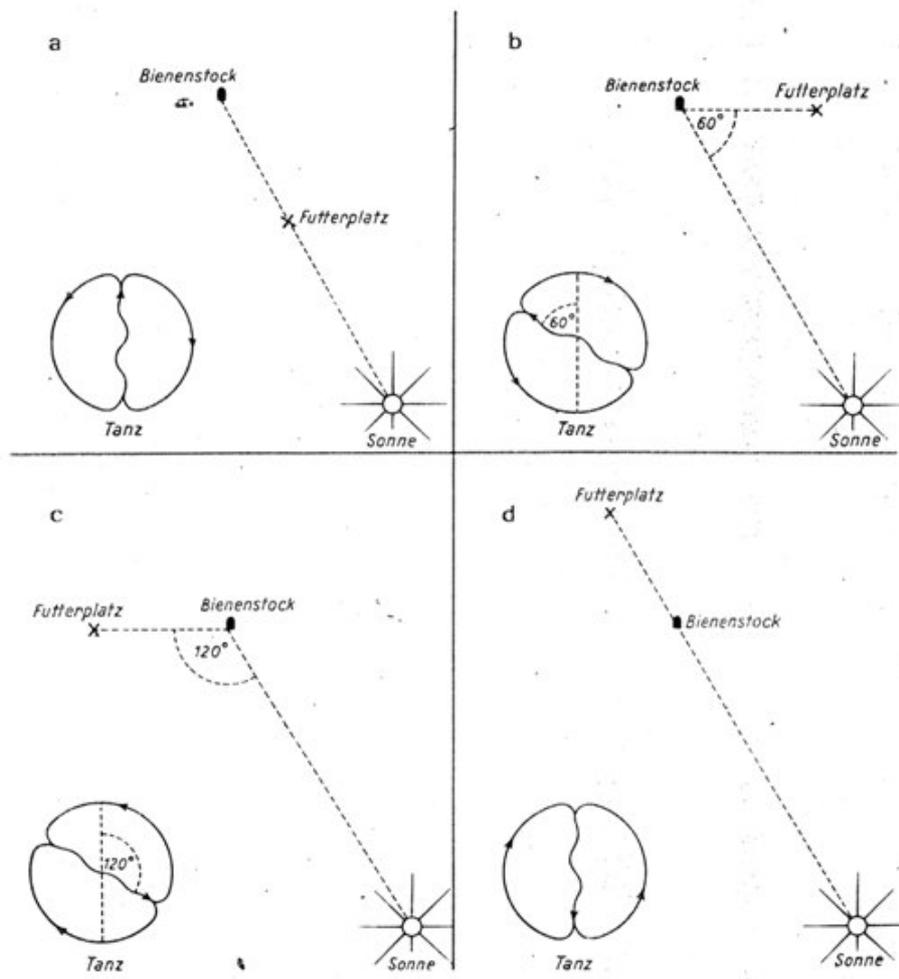
Eine Arbeitsbiene wird im Sommer 3-6 Wochen alt. Die ab August großgezogenen Winterbienen haben ein größeres Eiweißpolster in ihrem Fettkörper gespeichert und leben bis zu 6 Monaten.

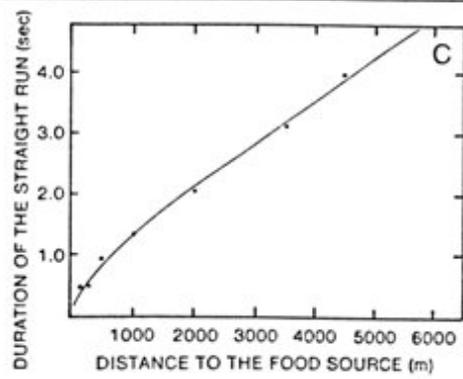
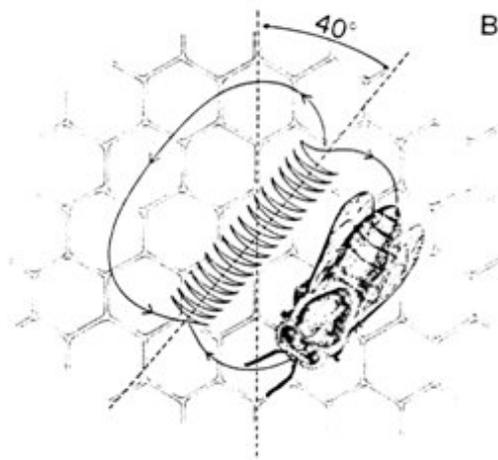
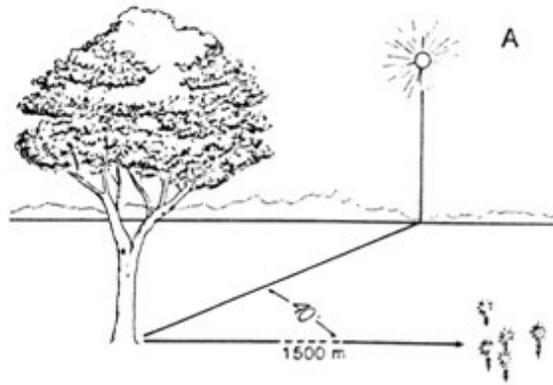
4.2 Kommunikation

Man kann zwei Kommunikationssysteme unterscheiden:

1. Informationen über Trachtquellen. Die Mitteilung über Nahrungsquellen (bzw. Nistmöglichkeiten beim Schwarm) erfolgt über Tänze. Trachtquellen bis ca. 100 m Entfernung werden über den sogenannten **Rundtanz** in Verbindung mit verfüttertem Nektar und Blütenduft weitergegeben. Der Rundtanz ist relativ unspezifisch und stellt v.a. eine Aktivierung der Sammelbienen dar, um die nähere Umgebung abzusuchen. Bei weiter entfernten Nahrungsquellen gibt der **Schwänzeltanz** Informationen über Lage (Richtung des geradlinigen Schwänzellaufes zum Lot entspricht dem Winkel zwischen Sonne und Trachtquelle), Entfernung (Anzahl der Durchläufe pro Minute) und Qualität (Intensität und Frequenz der Schwänzelmovements) der Tracht an. Andere Arbeiterinnen folgen der Tänzerin mit Fühlerkontakt, wobei zusätzlich akustische Signale (durch Flügelbewegungen) sowie Blütendüfte und kleine Nektargaben eine Rolle spielen.

Die ausfliegenden Bienen orientieren sich nach dem Sonnenstand, der bei bedecktem Himmel anhand der Schwingungsebene des polarisierten Lichtes festgestellt wird. Wanderungen der Sonne können die Bienen auch im dunklen Bienenstock über ihren Zeitsinn berechnen; dadurch können Trachtquellen auch zu späteren Zeitpunkten (bei evtl. höheren Nektarfluss) angeflogen werden.





2. Kommunikation über den "Zustand" innerhalb des Bienenvolkes. Ohne die Kenntnis darüber können Regulationsmechanismen im Sozialstaat nicht greifen. Innerhalb des Bienenvolkes gibt es verschiedene Informationssysteme (siehe auch Punkt 4.3 Regulation). So werden Informationen über Vorräte über die Häufigkeit der gegenseitigen Fütterung sowie über die "Futtereingänge" registriert. Fast alle weiteren Informationen innerhalb des Bienenstockes werden über Duftstoffe weitergegeben und aufgenommen. Die Wahrnehmung verschiedener Düfte erfolgt vor allem über die Fühler. Durch "Beriechen" mit den Fühlern können die Bienen das Alter ihrer Schwestern erkennen, das Geschlecht und den Hungerzustand der Brut wahrnehmen sowie fremde von volkseigenen Bienen (und Königinnen!) unterscheiden. Spezielle Alarmpheromone werden bei Bedrohung abgegeben und aktivieren andere Bienen zur Verteidigung des Stockes.



4.3 „Feed back“-Regulationsmechanismen innerhalb des Bienenvolkes

Diese erfolgt v.a. über positive Motivation und negative Rückkopplung. Dadurch können komplexe Verhaltensabläufe rasch den Bedürfnissen des Bienenvolkes angepasst werden. Hierzu zwei Beispiele:

Die Auswahl der "besten" Trachtquelle erfolgt über einen Verstärkungseffekt ("Schneeballsystem"): Bienen mit guten Trachtquellen werden intensiver und länger tanzen und somit auch mehr Stockbienen rekrutieren. Aber auch bei attraktiven Massentrachten gibt es immer eine bestimmte Kohorte an Bienen, die als Scouts weniger ergiebige Blüten nutzen; dadurch können bei Versiegen der Massentracht sehr schnell die nächst ergiebigen Trachtquellen genutzt werden.

Die Entscheidung zwischen Nektar-, Pollen- und Wassersammeln erfolgt wiederum über einen feed-back-Regelkreis: Durch den ständigen Futteraustausch erkennen die Stockbienen schnell, wenn bestimmte Nahrungsbestandteile (Nektar, Pollen, Wasser) "knapp" werden. Durch die Schnelligkeit der Abnahme von Nektar, Pollen oder Wasser im Stock werden Sammlerinnen zu der jeweils benötigten Sammelaktivität angeregt. Solche Regelkreise sind auch verantwortlich dafür, dass Stockbienen bei entsprechendem Bedarf früher zu Sammlerinnen werden und ausfliegen.

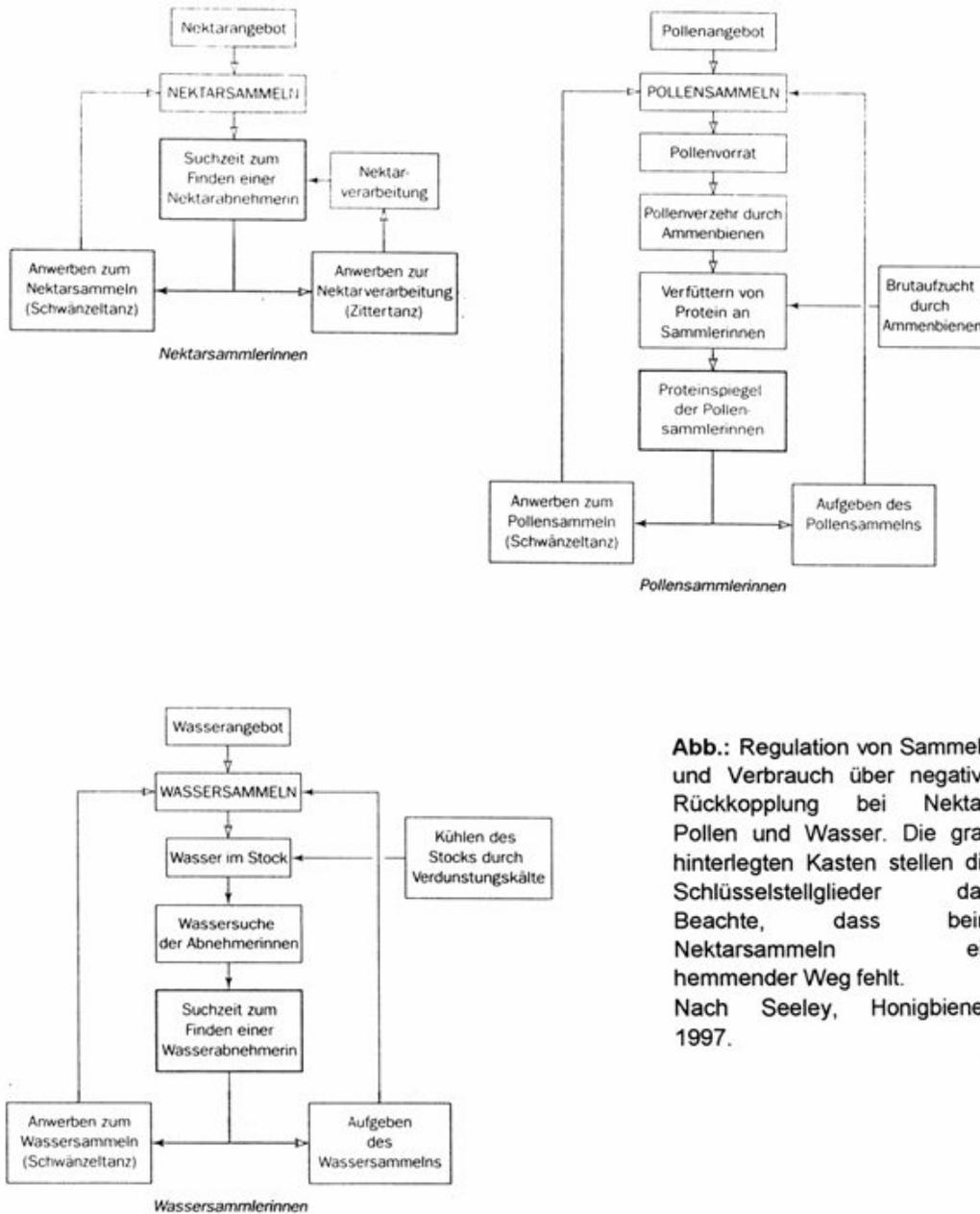


Abb.: Regulation von Sammeln und Verbrauch über negative Rückkopplung bei Nektar, Pollen und Wasser. Die grau hinterlegten Kästen stellen die Schlüsselstellglieder dar. Beachte, dass beim Nektarsammeln ein hemmender Weg fehlt. Nach Seeley, Honigbienen 1997.